

Tardigrades marins de Madagascar

II. Stygarctidae et Oreellidae.

III. Considérations écologiques générales

par Jeanne RENAUD-MORNANT *

Résumé. — *Mesostygarctus intermedius* n. gen., n. sp., nouveau genre de Stygarctidae, est décrit. *Parastygarctus sterreri* est signalé pour la première fois dans l'océan Indien, et *Archechiniscus marci* est trouvé pour la première fois à Madagascar. Les données écologiques rassemblées par THOMASSIN *et al.* (1976) lors des récoltes sont appliquées à l'ensemble des Tardigrades recensés le long d'une radiale.

Abstract. — *Mesostygarctus intermedius* n. gen., n. sp., a new genus of Stygarctidae, is described. First report of the species *Parastygarctus sterreri* from Indian Ocean, and of *Archechiniscus marci* from Madagascar. An attempt is made to correlate ecological data gathered by THOMASSIN *et al.* (1976) to Tardigrada distribution along a reef transect.

INTRODUCTION

Les récoltes de B. THOMASSIN à Tuléar (Madagascar) comprenaient un grand nombre de Tardigrades, répartis en quatre familles : Halechiniscidae ; Batillipedidae, Stygarctidae et Oreellidae. Les deux premières ayant fait l'objet d'un travail précédent (RENAUD-MORNANT 1979), seules les Stygarctidae et Oreellidae seront étudiées ici du point de vue systématique.

D'autre part, du point de vue écologique, de très nombreuses données ont été rassemblées par THOMASSIN (voir THOMASSIN *et al.*, 1976) le long de la radiale épircéifale du grand récif de Tuléar où furent récoltés les Tardigrades. Étant donné que ces renseignements concernent à la fois la macrofaune et la méiofaune, il est intéressant de les appliquer à l'ensemble de la population de Tardigrades. Dans la dernière partie de ce travail une étude de la répartition des genres et des espèces de Tardigrades a donc été effectuée en rapport avec les données écologiques mentionnées plus haut, en vue d'une meilleure compréhension des facteurs conditionnant leur abondance et leur diversité dans les différentes zones récifales.

* Laboratoire de Zoologie (Vers), associé au CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

I. ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille **STYGARCTIDAE** Schulz, 1951
(emend. McKirdy *et al.*, 1976)

DIAGNOSE : Arthrotardigrada possédant un cirre médian et cinq paires d'appendices céphaliques ; clava antérieure présente, de forme allongée ou modifiée en expansion semi-sphérique. Cuticule du tronc découpée en plaques dorsales. Pattes ne portant pas de doigts. Quatre griffes par patte : la paire médiane portant soit un long filament, soit un éperon distal ; ou trois griffes par patte avec toutes un éperon distal ; ou quatre griffes sur les pattes I à III, et deux grandes griffes sur les P IV, toutes avec un éperon distal supplémentaire. Membrane de soutien des griffes souvent présente.

GENRE-TYPE : *Stygactus* Schulz, 1951.

DISCUSSION

Cette famille fut créée par Schulz pour inclure le genre *Stygactus* qui possède une garniture complète d'appendices céphaliques et des plaques dorsales, mais est dépourvu de doigts : les griffes sont implantées directement sur les pattes comme chez les Echiniscoidea.

Depuis 1965, avec la création du genre *Parastygactus* Renaud-Debyser, 1965, et les descriptions récentes des genres *Pseudostygactus* et *Megastygactus* par McKirdy *et al.* (1976) des Galapagos, la famille s'est considérablement enrichie tout en conservant une très grande homogénéité.

Les récoltes de Madagascar comprennent quelques exemplaires de *Parastygactus sterreri* Renaud-Mornant, 1970, genre déjà connu de l'océan Indien et un nouveau genre occupant une position intermédiaire entre l'espèce-type de Schulz et *Pseudostygactus triangulatus* McKirdy *et al.*, 1976.

Genre **PARASTYGARCTUS** Renaud-Debyser, 1965

DIAGNOSE : Stygarctidae avec cuticule dorsale épaissie formant trois plaques sur le tronc avec expansions latérales. Tête divisée en deux parties : antérieure ventrale avec cône buccal et cirres médians internes, et postérieure dorsale largement incisée portant les autres appendices céphaliques. Clavas antérieures et postérieures de forme allongée. Paires de griffes médianes munies d'un long filament.

ESPÈCE-TYPE : *Parastygactus higginsi* Renaud-Debyser, 1965.

Parastygarctus sterreri Renaud-Mornant, 1970

DIAGNOSE : *Parastygarctus* avec plaques du tronc ne portant qu'une seule expansion latérale.

LOCALITÉS : Station 3F une femelle adulte immature, MNHH AF 512, et deux femelles adultes, à maturité génitale, à la station 5F de la radiale (MNHN AF 299, AF 309).

DESCRIPTION

Les trois spécimens récoltés possèdent tous les caractères principaux de l'espèce-type, aussi bien en ce qui concerne la morphologie et la taille de la tête que celles des plaques du tronc et caudales. Les plaques dorsales s'amenuisent latéralement en longues expansions pointues et simples. La plaque caudale se divise en deux expansions latérales porteuses du cirre E mesurant 40 μm .

Les appendices céphaliques sont conformes à la description originale par leur morphologie et leur disposition sur la tête de l'animal. Les pattes ainsi que les griffes munies de longs filaments sur la paire médiane sont caractéristiques des genres *Stygarctus* et *Parastygarctus*.

Les trois femelles examinées possédaient les vésicules latérales annexes situées de part et d'autre de l'ovaire et décrites par RENAUD-MORNANT, 1970a, chez divers Stygarctidae. Les conduits latéraux qui leur font suite et aboutissent ventralement de part et d'autre du gonopore en rosette étaient également présents.

Les tailles des individus de Madagascar sont plus réduites que celle de l'espèce-type qui mesurait 170 μm . Les deux femelles de la station 5F qui étaient à maturité génitale mesurent 140 μm et se rapprochent par la taille de l'individu des Bermudes qui mesurait 135 μm (RENAUD-MORNANT, 1970b). Cette taille est également très voisine de celle des spécimens récoltés aux Galapagos (McKIRDY *et al.*, 1976) dont les dimensions maximales étaient de 140 μm à la station Conway et de 138 μm à la station Hood.

DISTRIBUTION

Le genre *Parastygarctus* avait été préalablement décrit de Madagascar avec *P. higginsii* comme espèce-type. Cette espèce récoltée à Nosy-Komba était absente de la collection de B. THOMASSIN. *P. sterreri* décrite de la Méditerranée (Adriatique) a été retrouvée dans l'Atlantique (RENAUD-MORNANT, 1970b) et, récemment, dans le Pacifique (McKIRDY *et al.*, 1976). Elle est signalée ici pour la première fois dans l'océan Indien.

MESOSTYGARCTUS n. gen.

DIAGNOSE : Stygarctidae, dont la cuticule dorsale épaissie forme une plaque céphalique constituée de deux parties ; trois plaques sur le tronc à base élargie et une plaque caudale sans expansions postérieures. Clava antérieure rudimentaire. Pattes avec quatre griffes dépourvues d'appendices filamenteux, les griffes médianes avec éperon distal.

Mesostygarcus intermedius n. sp.

(Fig. 1)

DIAGNOSE : *Mesostygarcus* avec plaque céphalique portant des sphérules cuticulaires épaissies à la place des elavas antérieures. Griffes médianes munies d'une fine épine accessoire.

HOLOTYPE : Adulte femelle, récoltée par B. THOMASSIN à la station 5F. Déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, sous le n° AF 316. Paratype, station 5F, une femelle n° AF 316 B.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Longueur de l'animal du bord du lobe antérieur de la plaque céphalique à l'échanerure caudale : 138 μm ; largeur maximum du lobe postérieur de la tête : 55 μm . Largeur du tronc entre les plaques I et II : 45 μm . La partie céphalique, de forme générale semi-sphérique, comprend deux lobes principaux qui sont facilement délimités par la forte épaisseur de la cuticule. Le lobe antérieur ventral porte les cirres médians internes (15 μm) et se trouve séparé latéralement du lobe postérieur par un espace cuticulaire aminci. Le cirre médian (13 μm) est porté par une protubérance du lobe postérieur céphalique. Celui-ci est peu échanéré mais possède des expansions pointues au voisinage des sphérules cuticulaires remplaçant les elavas antérieures (dm : 5 μm). Les autres appendices céphaliques sont les

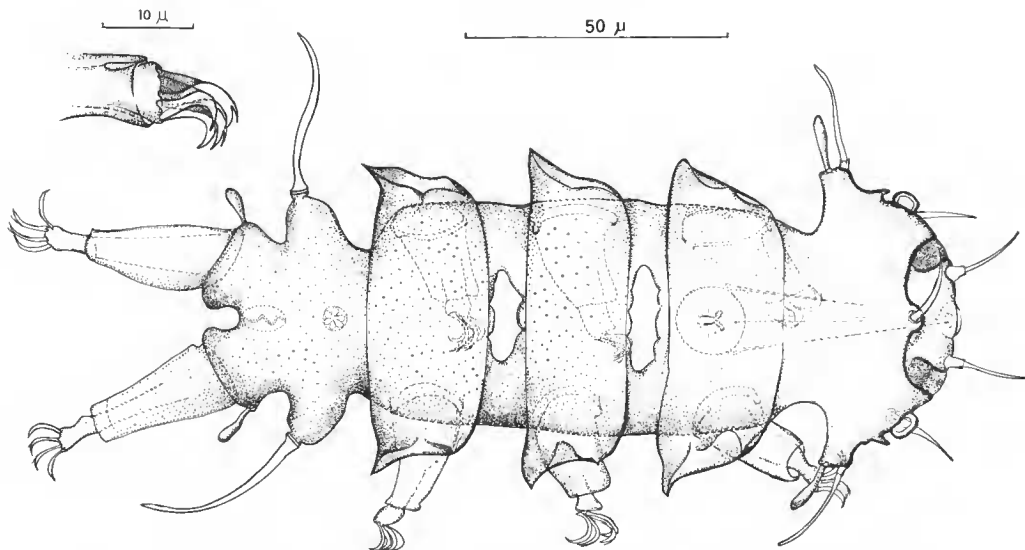


FIG. 1. — *Mesostygarcus intermedius* n.g., n.sp. Femelle. Vue dorsale de l'holotype. A gauche, détail de l'extrémité de la patte III.

suivants : cirres médians externes ventraux : 13 μm , cirres médians internes frontaux : 16 μm ; ces cirres sont portés par des bases élargies. Les cirres A (20 μm) et les elavas postérieures (10 μm) insérés séparément sont portés par les expansions latérales céphaliques dépourvues d'épines postérieures.

Le cône buccal et la bouche sont situés entre les cirres médians internes. Des stylets (40 μm) élargis à leur base flanquent le bulbe pharyngien qui est subsphérique (dm : 13 μm).

Les trois plaques dorsales situées sur le tronc, à la hauteur de l'insertion des pattes, sont de forme trapézoïdale, la partie postérieure étant la plus large et munie de faibles pointes latérales.

Les sillons transverses entre les plaques sont ornés d'épaississements euticulaires ovoïdes. La plaque caudale plus étroite porte sur ses expansions latérales les cirres E (31 μm) qui leur sont rattachés par une articulation en rotule semblable à celle décrite chez *Pseudostygarctus triungulatus* McKirdy *et al.*, 1976. Au-dessous de l'anus une échancrure divise la plaque en deux lobes postérieurs sans expansions. Une forte papille (9-10 μm) se trouve au-dessus de l'insertion des pattes IV.

Les pattes sont largement « téléscopables » jusqu'à moitié de leur longueur. À leur extrémité légèrement renflée sont insérées quatre griffes recourbées. Elles mesurent 6 à 8 μm de hauteur et leur base est insérée sur la patte par deux faibles moignons. La partie rectiligne de la griffe est reliée à la patte par une membrane. La paire de griffes médianes possède un petit éperon supplémentaire. L'estomac à contour peu défini est surmonté par la gonade dorsale. Le gonopore en rosette est situé sous la partie antérieure de la plaque caudale ; l'anus formé d'une fente ondulée est entouré d'un épaississement euticulaire au-dessus de l'échancrure caudale postérieure.

DISCUSSION

L'originalité de ce nouveau genre réside surtout dans la juxtaposition de caractères primordiaux présents dans d'autres genres qui se trouvent ici simultanément dans le même animal. La forme de la tête et des appendices céphaliques l'exclut des genres *Parastygarctus* et *Stygarctus*.

La partie antérieure (tête et appendices) ainsi que le cirre E sont de type nettement rattachable à *Pseudostygarctus* McKirdy *et al.*, 1976, alors que les caractères des griffes (nombre et morphologie) l'en éloignent. Les griffes médianes sont semblables à celles de *Megastygarctus* McKirdy *et al.*, 1976 ; elles possèdent comme ces dernières un éperon supplémentaire et une membrane les rattachant à la patte. Mais chez le genre décrit ici, l'éperon supplémentaire n'existe pas sur les griffes externes. La présence de quatre griffes sur chaque patte ne permet pas d'inclure notre espèce dans les genres récemment décrits des Galapagos, qui en possèdent soit deux, soit trois, soit quatre, d'autant plus que les auteurs ont, à juste titre, fait figurer dans leur diagnose générique le nombre des griffes présentes sur chaque patte.

D'autre part, l'absence de filament sur les griffes médianes, remplacé ici par un éperon supplémentaire, ne permet pas de rapprocher notre animal des genres *Stygarctus* et *Parastygarctus*. La combinaison de caractères présentés par les griffes de *Mesostygarctus* est nouvelle parmi les Stygarctidae. En l'état actuel de nos connaissances, et étant donné l'importance que l'on accorde dans la classification au nombre et à la forme générale des griffes,

cette espèce ne peut entrer dans aucun des genres connus. La nécessité de créer un nouveau genre s'impose. Il est évident que sa position est intermédiaire entre le groupe *Stygarctus-Parastygarctus* à griffe à filament, et le groupe *Pseudostygarctus-Megastygarctus* avec griffes simples ou avec de petits éperons supplémentaires.

En ce qui concerne les caractéristiques des pseudo-clavas de *Mesostygarctus*, elles se rapprochent également de celles de *Pseudo-* ou *Mesostygarctus* mais semblent représenter un stade différent de l'évolution des clavas dans la famille des Stygarctidae. En effet, elles semblent constituées ici d'un simple repli cuticulaire, sans grande individualisation. L'épaisseur de la cuticule empêche de voir si des nerfs issus des lobes cervicaux se dirigent vers ces formations, et il faut espérer que lorsque un matériel plus abondant sera réuni, le problème de l'innervation de ces pseudo-clavas sera élucidé, et permettra de savoir si on peut considérer ces expansions comme des appendices céphaliques sensoriels de même valeur que ceux rencontrés dans le groupe *Stygarctus-Parastygarctus*.

Famille OREELLIDAE Ramazzotti, 1962

DIAGNOSE : Echiniscoidea ne possédant pas de cuticule épaissie dorsalement.

GENRE-TYPE : *Oreella* Murray, 1910.

Cette famille comprend des Echiniscoidea nus, non cuirassés, c'est-à-dire démunis de plaques. Comme chez tous les Echiniscoidea, les griffes sont présentes sans supports digitaux. Cette famille présente une grande hétérogénéité par le fait qu'elle inclut le genre *Archechiniscus* Schulz, 1953, qui possède des griffes médianes portées par des doigts. La position de ce genre dans cette famille est tout à fait douteuse et demande révision.

Genre ARCHECHINISCUS Schulz, 1953

DIAGNOSE : Oreellidae possédant deux griffes médianes portées par des doigts et deux griffes à éperon basal directement implantées sur le mamelon pédieux et soutenues par une légère membrane.

ESPÈCE-TYPE : *Archechiniscus marci* Schulz, 1953.

LOCALITÉ : Station 10F, de la radiale. Un exemplaire femelle adulte, MNHN AF 463.

DESCRIPTION

Le spécimen, bien que de taille inférieure, est conforme à la description originale de SCHULZ, complétée par une étude plus détaillée de RENAUD-MORNANT, 1967. La longueur du corps n'atteint ici que 160 μm sur 50 μm de large dans la région située entre l'insertion des PI et PII.

La forme de la tête est semblable à celle de l'espèce-type et la taille des cirres est la suivante : cirres médians internes : 4 μm , cirres médians externes : 4,5 μm , cirre A : 10 μm , clava insérée sur le socle du cirre A : 6 \times 2 μm . Une paire de taches oculaires se situe à 24 μm en arrière de l'ouverture buccale. Des papilles céphaliques de 3 μm de diamètre orbital sont présentes à la base des cirres médians externes ventraux.

La tête n'est pas distincte du tronc de manière tranchée, et la cuticule de ce dernier ne possède pas de segmentation notable, ni de plaques.

Les pattes sont courtes, les doigts médians portent des griffes (4 μm) en forme de croissant avec petit éperon distal, alors que les griffes externes, retenues par une membrane, sont directement implantées sur le mamelon pédieux. Elles mesurent 7 μm et possèdent un fort éperon localisé dans la partie proximale.

La partie postérieure du tronc porte les cirres E (11 μm) insérés sur une base élargie. De plus, il existe dorsalement au niveau de l'insertion des PIV une petite papille circulaire de 2 μm de diamètre, munie d'une ponctuation centrale. Il n'y a pas de soies sur les pattes.

L'appareil buccal comprend des stylets épaissis à leur base et mesurant 30 μm de long, le bulbe est conforme à la description de RENAUD-MORNANT, 1967.

DISCUSSION

L'exemplaire décrit ici peut être rattaché sans hésitation à *Archechiniscus marci* décrit par SCHULZ. Cependant, il est de taille plus faible et se rapproche, par ce caractère, des exemplaires trouvés en Nouvelle-Calédonie et dont les dimensions se situaient entre 150 et 160 μm , alors que le type décrit par SCHULZ mesurait 198 μm . La taille des appendices céphaliques est tout à fait semblable à celle des spécimens déjà décrits, sauf celle des cirres A qui sont ici légèrement plus longs.

Comme pour les exemplaires de Nouvelle-Calédonie, on ne peut constater ici aucune formation en plaque sur la cuticule dorsale, seuls quelques faibles plis sont ébauchés au niveau de l'insertion des pattes I, II et III.

La présence d'une petite papille sphérique sur la patte IV est caractéristique du spécimen de Madagascar ; elle n'a été mentionnée chez aucun des autres *Archechiniscus* décrits (SCHULZ, 1953 ; RENAUD-MORNANT, 1967 ; SCHUSTER et GRIGARICK, 1966) mais sa présence ne justifie pas la création d'une sous-espèce.

DISTRIBUTION

Connu déjà de la côte ouest de San Salvador (SCHULZ, 1953), des Galapagos (SCHUSTER et GRIGARICK, 1966) et de la Nouvelle-Calédonie (RENAUD-MORNANT, 1967), *Archechiniscus* n'avait été trouvé que dans l'océan Pacifique. Il est signalé ici pour la première fois dans l'océan Indien, bien qu'un exemplaire ait déjà été récolté par le navire « Anton Bruun » dans l'intertidal de Majunga (RENAUD-MORNANT, inédit).

II. ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

1. Répartition qualitative

Les sables coralliens de la radiale étudiée par B. THOMASSIN *et al.* (1976) se sont révélés riches en Tardigrades : ils hébergeaient en tout douze espèces comprenant neuf genres. Les densités pour 60 ml s'élevaient au-dessus de 50 individus.

La famille des Halechiniscidae totalisait les 9/10^e de la population, répartie en cinq genres et huit espèces dont deux nouvelles. Les genres étaient les suivants : *Actinarctus* Schulz, 1935, *Florarctus* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965, *Halechiniscus* Richters, 1909, *Pleocola* Cantacuzène, 1951, et *Styraconyx* Thulin, 1942.

La famille des Batillipedidae trouvait un milieu peu favorable dans les sables grossiers du platier récifal et n'était représentée que par un seul exemplaire du genre *Batillipes* Richters, 1909.

Les Stygarctidae très peu nombreux, comprenaient deux genres : *Parastygarctus* Renaud-Debyser, 1965, déjà décrit de Madagascar, et un nouveau genre *Mesostygarctus* n. gen., chacun monospécifique.

Enfin la famille des Oreellidae avait pour représentant un seul exemplaire du genre *Archechiniscus* Schulz, 1953.

Les Halechiniscidae étaient donc les plus nombreux et étaient présents presque partout sauf aux stations 7 et 9 (station 6 non communiquée). La plus grande diversité s'observait dans les stations proches de la levée détritique où furent récoltées les espèces nouvelles *Actinarctus lyrophorus* n. sp., *Halechiniscus tuleari* n. sp. et *Halechiniscus* sp. (non identifiée mais nettement discernable de l'espèce précédente). Les espèces du genre *Florarctus*, au nombre de trois, étaient aussi présentes dans ces mêmes stations (1, 2 et 3) en arrière de la levée détritique, en plus grand nombre que dans les autres stations du milieu de la radiale. L'espèce dominante, *Florarctus cinctus* Renaud-Mornant, 1976a, atteignait des densités de 31, 59 et 56 individus à ces trois premières stations et était présente partout, en nombre inférieur toutefois. C'est l'espèce la plus abondante de la radiale. *Florarctus antillensis* Van der Land, 1968, au deuxième rang d'abondance, totalisait 29 individus à la station 3, et 48 dans toute la radiale. *Florarctus salvati* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965, en nombre beaucoup plus réduit (15) n'était présent qu'aux stations 1, 3, 7 et 10, cette dernière station en bordure de l'herbier épircifal hébergeant 10 individus. *Pleocola limnoriae* Cantacuzène, 1951, et *Styraconyx sargassi* Thulin, 1942, très peu nombreux, étaient dispersés le long de la radiale.

Pour la famille des Batillipedidae, seul un exemplaire de *Batillipes mirus* fut récolté à la station 5 du milieu de la radiale, où une grande diversité spécifique fut observée.

Chez les Stygarctidae, les deux espèces *Parastygarctus sterreri* Renaud-Mornant, 1970, et *Mesostygarctus intermedius* n. gen., n. sp. cohabitaient à la même station (5) mais en petit nombre.

Archechiniscus marci Schulz, 1953, seul représentant des Oreellidae, se trouvait en un seul exemplaire à la dernière station à proximité de l'herbier épircifal.

Cette répartition des espèces le long de la radiale permet les commentaires suivants : La plus grande richesse s'observe aux stations 3, 5 et 10, c'est-à-dire à 100 m, 200 m en arrière de la levée détritique et aux abords de l'herbier du platier interne (450 m). Dans ces stations coexistent respectivement cinq genres et huit espèces (st. 3), sept genres et sept espèces (st. 5) et quatre genres et sept espèces (st. 10). Donc sur les douze espèces trouvées au total un maximum de huit peuvent cohabiter, si les conditions leur sont favorables.

Il est intéressant de comparer ces communautés avec les schémas de distribution d'espèces de Tardigrades dans les sédiments, élaborés par RENAUD-DEBYSER (1959, 1963), POLLOCK (1970) et LINDGREN (1971), pour les plages situées de part et d'autre de l'Atlantique Nord et les données de RAO et GANAPATI (1968), pour les plages de l'Inde. Le schéma classique de ces régions se présente comme une cohabitation de plusieurs espèces de Batillipedidae, en général *Batillipes*, avec des représentants plus ou moins nombreux de Stygarctidae (voir également RENAUD-MORNANT et SERÈNE, 1967, pour la Malaisie). A Madagascar, le schéma est complètement différent : les Batillipedidae sont presque totalement éliminés et remplacés par les Halechiniscidae qui dominent presque partout avec trois espèces de *Florarctus* et deux espèces d'*Halechiniscus*, cependant moins nombreuses. Les Stygarctidae sont présents mais en petit nombre et beaucoup moins importants qu'à Arcachon ou en Inde. Ce fait est à rapprocher des observations de MCKIRDY *et al.*, 1976, travaillant sur les Galapagos, qui constatent que la distribution spécifique des Tardigrades dans ces îles est totalement différente des schémas classiques, avec la disparition totale des *Batillipes* toutefois remplacés occasionnellement par *Orzeliscus belopus*, et la cohabitation dans la même plage de plusieurs genres et espèces de Stygarctidae (trois genres et trois espèces). A Madagascar également c'est à la même station que furent trouvés les deux genres et espèces de Stygarctidae.

Il est probable que l'insularité des Galapagos et de Madagascar ait provoqué une colonisation des sables différente du schéma observé en bordure des continents (RENAUD-MORNANT, inédit, constate une très forte proportion de *B. pennaki* sur les côtes brésiliennes), mais les prospections en zone circumtropicale sont encore trop fragmentaires pour établir des conclusions valables.

2. Distribution quantitative

Quelques observations peuvent être faites sur la distribution quantitative des Tardigrades le long de la radiale. Dans leur travail de 1976, THOMASSIN *et al.* ont évalué les principaux paramètres physico-chimiques susceptibles de contrôler la répartition du macrobenthos et du méiobenthos. Leur figure 7 (p. 43) illustre les variations de densités globales des Tardigrades pour les différents prélèvements. Une analyse plus fine peut maintenant être tentée en utilisant leurs données.

On constate que le nombre d'espèces qui atteint son maximum à la station 3 décroît à partir de la station 5 pour devenir nul à la station 9 et remonter à la station 10 pour atteindre une valeur égale à celle observée à la station 5.

La densité globale de Tardigrades ne suit pas cette courbe. Si on observe un pic d'abondance très marqué à la station 3 (plus de 100 ind.), la station 5 est déjà très pauvre et les

densités s'abaissent régulièrement (moins de 10 individus aux stations 7 et 8) pour atteindre 0 à la station 9, puis remontent à la station 10 qui est assez riche.

La richesse spécifique et l'abondance des Tardigrades atteignent leur maximum à la station 3, c'est-à-dire à 100 m au-delà de la levée détritique. Là, les sables coralliens grossiers sont bien oxygénés et bien triés. La taille des grains et leur classement permettent une bonne percolation de l'eau entre les particules sédimentaires et, dans cette zone épircifale encore peu éloignée du récif externe et du déferlement des vagues, l'agitation de l'eau demeure forte et assure une bonne oxygénation. Mais, d'autre part, la réserve organique du sédiment étant faible et le rapport carbone organique/azote total très bas (THOMASSIN *et al.*, p. 37), on assiste à cette station à un appauvrissement du méiobenthos total. A partir de 100 m au-delà de la levée détritique vers la station 4 (150 m) les courants de houle sont amortis et il se forme une zone de décantation et de décomposition du matériel organique. Ce matériel provient des éléments les plus fins arrachés au récif externe qui se déposent dans cette zone. La présence de sables grossiers bien oxydés permet encore à de nombreuses espèces de Tardigrades de s'établir, bien que la densité globale diminue.

Au niveau des stations 5 et 6 (200 et 250 m au-delà de la levée détritique) la densité de Tardigrades s'abaisse, bien que la diversité soit encore grande à la station 5. Ces stations sont situées dans les couloirs sableux du platier à alignements coralliens et c'est une zone d'apport *in situ* de matériel organique avec une forte teneur en azote organique et un enrichissement en méiobenthos total. Puis les densités en Tardigrades s'abaissent encore, à mesure que se développe en profondeur une couche réduite et que les éléments dispersés sont de plus en plus nombreux (stations 7 et 8). Les Tardigrades disparaissent à la station 9. Dans ces dernières stations également, le méiobenthos global s'appauvrit alors que se manifeste une augmentation du colmatage des sédiments, liée à une diminution de la richesse organique. L'abondance et la diversité des Tardigrades remontent à proximité des herbiers de Phanérogames « zone mieux drainée et enrichie aussi bien en carbone organique qu'en azote organique ». Bien que les sédiments y soient encore légèrement envasés en profondeur, les particules arrachées à l'herbier sont une source de nourriture pour les différentes espèces de Tardigrades (33 ind. 7 espèces).

Il est intéressant de remarquer que les fluctuations de la population de Tardigrades le long de la radiale ne suivent pas celles du méiobenthos global indiquées par THOMASSIN *et al.* En effet, la méiofaune présente trois zones d'enrichissement : au niveau de la levée détritique (st. 1), entre 150 et 250 m au-delà de la levée détritique (st. 4, 5, 6), et enfin à la dernière station (10) à proximité de l'herbier. Ces zones correspondent à la richesse en réserve organique du sédiment dans laquelle les divers groupes méiofaunistiques d'éthologie alimentaire très variée peuvent chacun trouver une nourriture adéquate. Par leurs exigences alimentaires bien définies les espèces de Tardigrades littoraux ne sont abondantes qu'à trois stations. Leur régime est strictement algal sans toutefois inclure de diatomées. Ils ne se nourrissent pas d'éléments détritiques fins mais de sucs végétaux. Des sables grossiers, bien oxygénés, situés à la zone frontière où les courants venant du récif externe permettent encore une bonne oxygénation du sable et apportent des débris d'algues arrachées au récif en quantité suffisante, leur sont favorables (st. 3). Un sable bien oxygéné et bien irrigué peut être colonisé en profondeur par différentes espèces et même en grand nombre. La cohabitation sera possible par l'abondance de la nourriture (st. 3). A partir de la station 5, le nombre de Tardigrades diminue car si la nourriture est encore abondante grâce aux riches

alignements coralliens, une couche réduite en profondeur s'installe et ne permet plus l'établissement d'une abondante population, même si la diversité est encore grande.

Les espèces de Tardigrades présentes au voisinage de la levée détritique ne réapparaissent en grand nombre qu'à la station extrême de la radiale, au voisinage de l'herbier de Phanérogames, où des sables un peu envasés mais riches en éléments algaux provenant de l'herbier leur fournissent une nourriture abondante.

3. Remarques biogéographiques

Nous trouvons dans la faune de Tardigrades de Madagascar deux espèces circummondiales : *Batillipes mirus* et *Styraconyx sargassi* ; une espèce connue uniquement de l'Atlantique : *Pleocola limnoriae* ; deux espèces connues à la fois de l'Atlantique et de la Méditerranée : *Florarctus antillensis* et *Parastygarcus sterreri* ; trois espèces connues uniquement de la zone circumtropicale : *Florarctus salvati*, *Archechiniscus marci* et *Fl. cinctus* (cette dernière espèce ayant été néanmoins trouvée en un exemplaire en Méditerranée).

Il n'est pas étonnant de trouver à Madagascar des espèces cosmopolites. Ce cosmopolitisme a été constaté chez de nombreux groupes de la méiofaune (HARTMANN-SCHRÖDER, 1971 ; LASSERRE, 1971 ; STERRER, 1973 ; WESTHEIDE, 1977) y compris les Tardigrades (McKIRDY *et al.*, 1976 ; RENAUD-MORNANT, 1976b). Le fait que dans la faune de Madagascar on rencontre des espèces connues de la Méditerranée n'est pas surprenant, puisque le phénomène a déjà été reconnu pour des Annélides Polychètes interstitielles dont les faunes indiennes et méditerranéennes sont très voisines (WESTHEIDE, 1977).

Les espèces circumtropicales citées plus haut rapprochent la faune de Madagascar de celle de la Nouvelle-Calédonie (*Archechiniscus marci*, *Fl. salvati*) de la Malaisie et de l'Inde : *Parastygarcus* décrit de Madagascar a été retrouvé en Malaisie (RENAUD-MORNANT et SERÈNE, 1967) et en Inde (RAO, 1972). Le peuplement de Madagascar en Tardigrades marins est probablement très ancien et il est possible qu'il puisse avoir eu lieu alors que l'île se détachait de l'Afrique, de l'Inde et de l'Australie, c'est-à-dire à la fin de l'ère secondaire. Malheureusement, on ne connaît rien des faunes de Tardigrades marins des côtes orientales de l'Afrique ou de l'Australie. D'autre part, la composition faunistique observée à Madagascar peut être comparée dans sa diversité à celle des Galapagos. Or, ces îles n'ont pas plus de trois millions d'années d'existence, n'ont jamais été rattachées au continent américain, et cependant leur spectre faunistique est aussi complet que celui des continents voisins.

En l'état actuel de nos connaissances encore trop fragmentaires, et pour conclure, on peut avancer que l'origine des populations de Tardigrades, les modalités de peuplement et les phénomènes de spéciation propres à l'île de Madagascar ne pourront être analysés de manière fructueuse qu'à la lumière de prospections plus nombreuses tant sur le pourtour de l'île que sur les rivages des continents voisins.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CANTACUZÈNE, A., 1951. — Tardigrade marin nouveau, commensal de *Limnoria lignorum* (Rathke). *C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci., Paris*, **232** : 1699-1700.
DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., et J. RENAUD-MORNANT, 1965. — Un remarquable genre de

- Tardigrades des sables coralliens de Nouvelle-Calédonie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **260** : 2581-2583.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1971. — Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *Tierwelt Dtl.*, **58** : 1-594.
- LASSERRE, P., 1971. — The marine Enchytraeidae (Annelida, Oligochaeta) of the Eastern coast of North-America with notes on their geographical distribution and habitat. *Biol. Bull.*, **140** : 440-460.
- LINDGREN, E. W., 1971. — Psammolittoral marine Tardigrades from North Carolina and their conformity to worldwide zonation patterns. *Cah. Biol. mar.*, **12** : 481-496.
- McKIRDY, D., P. SCHMIDT & M. MCGINTY-BAYLY, 1976. — Interstitielle Fauna von Galapagos. XVI. Tardigrada. *Mikrofauna Meeresbodens*, **58** : 409-449.
- MURRAY, J., 1910. — « Tardigrada ». Rep. Sci. Invest. Brit. Ant. Exped., 1907-1909, 1 : 81-185.
- POLLOCK, L. W., 1970. — Distribution and dynamics of interstitial Tardigrada at Woods Hole, Massachusetts, USA. *Ophelia*, **7** (2) : 145-166.
- RAMAZZOTTI, G., 1962. — Il Phylum Tardigrada. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **14** : 1-595.
- RAO, G. C., 1972. — Occurrence of the interstitial tardigrade *Parastygarctus higginsi* Renaud-Debyser, in the intertidal sands on Andaman Islands. *Curr. Sci.*, **41** (23) : 845-846.
- RAO, G. C., et P. N. GANAPATI, 1968. — The interstitial fauna inhabiting the beach sands of Waltair coast. *Proc. natn. Inst. Sci. India* (B), **34** : 82-125.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1959. — Sur quelques Tardigrades du Bassin d'Arcachon. *Vie Milieu*, **10** : 135-146.
- 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, Ile de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu*, suppl. **15** : 1-157.
- 1965. — Étude sur un Stygarctidé (Tardigrada) nouveau de Madagascar. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **90** : 31-38.
- RENAUD-MORNANT, J., 1967. — Tardigrades de la Baie Saint-Vincent, Nouvelle-Calédonie. *In* : Exp. Fr. Récifs Coral. Nouvelle Calédonie. Ed. Fondation Singer-Polignac. 2 : 103-118.
- 1970a. — *Parastygarctus sterreri* n. sp. Tardigrade marin nouveau de l'Adriatique. *Cah. Biol. mar.*, **11** : 355-360.
- 1970b. — Tardigrades marins des Bermudes. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **42** : 1268-1276.
- 1976a. — Le genre *Florarctus* Delamarc Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965, en Méditerranée ; description de deux espèces nouvelles (Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n^o 369, Zool. 257 : 327-333.
- 1976b. — Tardigrades marins de Polynésie. *Cah. Pacif.*, **19** : 289-297.
- 1979. — Tardigrades marins de Madagascar. I. Halcehiniscidae et Batillipedidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **1**, section A, n^o 1 : 257-277.
- RENAUD-MORNANT, J., et Ph. SERÈNE, 1967. — Note sur la Microfaune de la côte orientale de la Malaisie. *Cah. Pacif.*, **11** : 51-73.
- RICHTERS, F., 1909. — Marine Tardigraden. *Zool. Anz.*, **33** : 77-85.
- SCHULZ, E., 1935. — *Actinarctus doryphorus* nov. gen. nov. spcc., ein merkwürdiger Tardigrad aus der Nordsee. *Zool. Anz.*, **111** : 285-288.
- 1951. — Über *Stygarctus bradypus* n.g., n. sp., einen Tardigraden aus dem Küstengrundwasser und seine phylogenetische Bedeutung. *Kieler Meeresforsch.*, **8** : 86-97.
- 1953. — Eine neue Tardigraden-Gattung von der pazifischen Küste. *Zool. Anz.*, **151** (11-12) : 306-310.
- SCHUSTER, R. O., et A. A. GRIGARICK, 1966. — Tardigrada from the Galapagos and Cocos islands. *Cah. Acad. Sci.*, 4^e sér., **34** (5) : 315-328.

- STERRER, W., 1973. — Plate tectonics as a mechanism for dispersal and speciation in interstitial sand fauna. *Netherl. J. Sea. Res.*, **7** : 200-222.
- THOMASSIN, B., M. H. VIVIER, et P. VITIELLO, 1976. — Distribution de la méiofaune et de la macrofaune des sables coralliens de la retenue d'eau épirécifale du grand récif de Tuléar (Madagascar). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **22** : 31-53.
- THULIN, G., 1942. — Ein neuer mariner Tardigrad. *Meddel. Göteborg Mus. Zool.*, **99** : 1-10.
- VAN DER LAND, J., 1968. — *Florarctus antillensis*, a new Tardigrade from the coral sand of Curaçao. *Stud. Fauna Curaçao*, **25** : 140-146.
- WESTHEIDE, W., 1977. — The Geographical Distribution of Interstitial Polychaetes. *Mikrofauna Meeresboden*, **61** : 287-302.

Manuscrit déposé le 14 novembre 1977.